Aus dem anatomischen Institut zu Rostock.

DIE ENTWICKELUNG
DES
VORDEREN EXTREMITÄTENSKELETTES
BEIM HAUSHUHN.

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR
ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER
HOHEN MEDIZINISCHEN FAKULTÄT
DER
UNIVERSITÄT ROSTOCK
VORGELEGT VON

FRITZ PREIN
AUS ANNEN IN WESTFALEN.

MIT 11 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 2 TAFELN.

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1914.

Aus dem anatomischen Institut zu Rostock.

DIE ENTWICKELUNG
DES
VORDEREN EXTREMITÄTENSKELETTES
BEIM HAUSHUHN.

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR
ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER
HOHEN MEDIZINISCHEN FAKULTÄT
DER
UNIVERSITÄT ROSTOCK
VORGELEGT VON

FRITZ PREIN
AUS ANNEN IN WESTFALEN.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

MIT 11 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 2 TAFELN.

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1914.

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät zu Rostock.

Referent: Herr Geh. Med.-Rat Prof. Dr. **Barfurth.**

A. Einleitung.

Bei seinen Versuchen über die Vererbung der Hyperdactylie bei Hühnern fand D. Barfurth am Schluss der Brutperiode 1910 an den Flügeln von 9—11 tägigen Embryonen hyperdactyler Abstammung „eine eigentümliche Protuberanz", die er in seiner ersten Mitteilung über diesen Gegenstand als „Flügelhöcker" bezeichnet. Dieser Flügelhöcker hat seinen Sitz oberhalb des radialen Flügelfortsatzes (Daumens) und wurde sowohl bei Landhühnern als auch bei Orpingtonhühnern hyperdactyler Abstammung gefunden. In seiner im Archiv für Entwickelungsmechanik (XXXIII. Band, 1911) erschienenen Arbeit „Der Flügelhöcker des Hühnchens, eine rudimentäre Hyperdactylie" kommt D. Barfurth zu dem Ergebnis, dass der Flügelhöcker eine hyperdactyle, rudimentäre und transitorische Bildung ist. Seine Untersuchungen über den Flügelhöcker erstreckten sich hauptsächlich auf Embryonen hyperdactyler Orpingtonhühner und Landhühner, also auf erst durch Züchtung hyperdactyl gewordene Rassen. Es war nun selbstverständlich von grossem Interesse festzustellen, ob bei einer alten, hyperdactylen Rasse die Verhältnisse ebenso liegen, bzw. ob hier die Hyperdactylie an der vorderen Extremität in noch stärkerem Masse auftritt. Die Hühnerrasse, die für diese Untersuchungen das geeignetste Material versprach, war in erster Linie die Houdanrasse, da hier die Hyperdactylie der hinteren Extremität in hohem Masse hereditär und bereits oft Gegenstand wissenschaftlicher For-

schung gewesen ist (Grönberg, Pfitzner, Anthony, Braus, Kaufmann-Wolf). Dagegen ist bisher die vordere Extremität weder beim Houdanhuhn noch bei anderen Rassen, abgesehen von den erwähnten Untersuchungen D. Barfurths, auf hyperdactyle Bildungen untersucht worden. Über die Ergebnisse meiner Untersuchungen des Flügelhöckers beim Houdanhuhn ist von D. Barfurth in einer Sitzung der naturforschenden Gesellschaft zu Rostock ‚berichtet worden.

Um nun die Befunde am hyperdactylen Flügel möglichst genau mit denen des normalen vergleichen zu können, wurde in mir der Wunsch erweckt, die Entwickelung der normalen vorderen Extremität aus eigener Anschauung kennen zu lernen, insbesondere das für hyperdactyle Bildungen in erster Linie interessierende Skeletsystem in den einzelnen Stadien der Entwickelung zu verfolgen. So entstand denn die vorliegende Arbeit.

Mein Material entstammt den experimentellen Untersuchungen über die Vererbung der Hyperdactylie bei Hühnern, die von D. Barfurth im anatomischen Institut zu Rostock angestellt werden. Es stand mir hier eine grosse Zahl normaler Embryonen zur Verfügung, die durch künstliche Bebrütung gewonnen wurden. Das Material wurde von einem Stamme normalzehiger Landhühner geliefert, der bereits in der vierten Generation normalzehig war. Insgesamt wurden 276 Nachkommen dieser Generationen auf Hyperdactylie untersucht mit dem Ergebnis, dass in keinem einzigen Falle Zeichen irgendwelcher Hyperdactylie vorgefunden wurden. Es kann dieses Material also als unbedingt normal gelten. Die gesamten Embryonen, die ich für meine Untersuchungen verwendet habe, waren in Pikrin-Schwefelsäure nach Kleinenberg fixiert und in 70%igem Alkohol aufbewahrt.

Von Untersuchungsmethoden kamen für mich hauptsächlich zwei in Betracht: 1. die Untersuchung von Schnittserien,

2. die Untersuchung von aufgehellten Präparaten. Die erstere Methode wurde bei Embryonen bis zu 14 Tagen, die letztere bei allen Stadien bis zu 21 Tagen angewandt. Zum Färben der Serienschnitte, für die ich eine Dicke von 15—20 μ wählte, wurde bei den jüngeren Stadien einfache Hämatoxylinfärbung benutzt, bei den älteren Stadien dagegen Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Eosin bzw. Hämatoxylin-Chromotrop.

Es ist nun notwendig, auf das von mir angewandte Aufhellungsverfahren näher einzugehen. Die mir bekannten Verfahren von Lundvall (Anat. Anz., Bd. 25 u. 27), Schultze (Verhandl. der XI. Vers. der Anat. Gesellsch., Gent 1897, S. 3), Krause (Verhandl. der XXIII. Vers. der Anat. Gesellsch., Giessen 1909, S. 133) und das Verfahren von Spalteholz (Über das Durchsichtigmachen von menschlichen und tierischen Präparaten, 1911) gaben für das Vorknorpel- und Knorpelstadium bei Embryonen bis zum 11. Tag der Bebrütung entweder vollkommen unbrauchbare oder doch nur schlechte Resultate. Ich habe deshalb Versuche mit anderen Flüssigkeiten angestellt und mir schliesslich folgendes Verfahren ausgearbeitet. Die in Pikrin-Schwefelsäure nach Kleinenberg während 24 Stunden fixierten Embryonen wurden in 70%igen Alkohol übergeführt, der so lange gewechselt wurde, bis keine Gelbfärbung desselben mehr eintrat. Dann wurden die Präparate gründlich gewässert und von nun an die Flügel der einfacheren Untersuchung halber abgetrennt und allein weiterbehandelt. Sie kamen zunächst etwa 10 Minuten in Eisessig und wurden dann zur weiteren Aufhellung in eine Flüssigkeit eingelegt, die aus einem Gemisch von gleichen Teilen Glycerin, 95%igem Alkohol und 20%iger Essigsäure bestand. In diesem Aufhellungsgemisch differenzieren sich deutlich Vorknorpel, Knorpel und Knochen gegen das übrige Gewebe ab, Vorknorpel bei schräg durchfallendem Licht, Knorpel und Knochen bei durchfallendem wie auffallendem Licht. Diese Methode wurde bei Embryonen bis

zum 11. Tag mit gutem Erfolge angewandt. Die Präparate liegen jetzt teilweise zwei Jahre in dem Aufhellungsgemisch und haben sich gut konserviert. Zu bemerken ist noch, dass die Flüssigkeit nicht mit Kork verunreinigt sein darf, da sonst eine Schwarzfärbung der Präparate eintritt. Für ältere Stadien als 11 Tage ist scheinbar der Brechungsindex der Flüssigkeit zu gering. Bei diesen älteren Embryonen habe ich mit ganz ausgezeichnetem Erfolge die Methode von Spalteholz angewandt. Es war hierbei allerdings nötig, den Knorpel durch Färbung mit Methylgrün zu differenzieren. Im ganzen gelangten 30 Schnittserien und etwa 120 Aufhellungspräparate zur Untersuchung. Die schematischen Textzeichnungen wurden mit Hilfe des Winkelschen Zeichenapparates angefertigt.

Da ich den Humerus nicht in den Kreis meiner Betrachtungen hineinbezogen habe, so reichen meine Untersuchungen bis zu dem Stadium zurück, wo die ersten Anlagen für Radius und Ulna sich zu differenzieren beginnen. Das Hauptgewicht wurde bei den Beobachtungen auf die Entwickelung des Autopodiums gelegt, da über die Deutung der einzelnen Elemente des Carpus und vor allem der Fingerstrahlen noch keine Einigung erzielt ist. Auf die umfangreiche Literatur, die über die Entwickelung des Vogelflügels im Laufe der Zeit entstanden ist, kann hier natürlich nur kurz eingegangen werden. M. Fürbringer (1902), C. Rabl (1901, 1905), H. Braus (1906) haben u. a. eine ausführliche Besprechung der Literatur gebracht. Ich begnüge mich hier damit, einen kurzen Überblick über den jetzigen Stand der Anschauungen zu geben, soweit sie für meine Untersuchungen in Frage kommen.

Der Carpus der Vögel ist stark reduziert und besteht beim verknöcherten Flügel nur noch aus zwei Knochen, einem radialwärts und einem ulnarwärts gelegenen. Die Frage, welchen Elementen eines ausgebildeten Carpus diese beiden Reste entsprechen, wird nun verschieden beantwortet. Die Auffassung

des radialwärts gelegenen Carpalelementes als Intermedio-Radiale hat wohl am meisten Autoren für sich; ihr haben sich W. K. Parker, Nassonow, Leighton und Sieglbauer angeschlossen. Gegenbaur und A. Rosenberg sehen in ihm ein einfaches Radiale, während E. Norsa es als Ulnare-Intermedium-Centrale-Radiale bezeichnet. Zehnter ist der Ansicht, dass es durch Verschmelzung von Centrale und Radiale entstanden ist. Auch bei der Deutung des ulnarwärts gelegenen Carpalknochens findet man die verschiedensten Meinungen. Während W. K. Parker und Leighton ihn für ein Centralo-Ulnare halten, glauben Gegenbaur, A. Rosenberg und Zehnter ein Intermedio-Ulnare in ihm sehen zu müssen. Eine ganz andere Auffassung vertreten E. Norsa und Sieglbauer, die dieses Element mit Bestimmtheit als Pisiforme erkennen.

Was nun die Deutung der im Vogelflügel ausgebildeten drei rudimentären Fingerstrahlen betrifft, so werden über diesen Gegenstand vornehmlich zwei Ansichten diskutiert. Gegenbaur ist auf Grund seiner Untersuchungen an der Krokodilextremität zu der Überzeugung gekommen, dass die in der vorderen Vogelextremität ausgebildeten drei rudimentären Finger dem ersten, zweiten und dritten Finger einer pentadactylen Hand entsprechen, dass also an der radialen Seite keine Agenesie stattgefunden hat, sondern dass an der ulnaren Seite der vierte und fünfte Finger geschwunden sind. Er setzt demnach den ersten radialen Finger der Vögel dem Daumen der pentadactylen Hand gleich. Dieselbe Ansicht vertreten u. a. E. Rosenberg, W. K. Parker, Huxley, Nassonow. Entgegen dieser Auffassnug kam Owen beim Vergleich der vorderen mit der hinteren Extremität zu dem Schluss, dass die Agenesie gleichmässig den postaxialen und den präaxialen Rand der Extremität betroffen hat, so dass die im Vogelflügel ausgebildeten drei Finger als zweiter, dritter und vierter Finger

einer pentadactylen Hand aufzufassen sind. Hiernach sind also erster und fünfter Finger geschwunden. Zu der Owenschen Zählweise haben sich u. a. E. Norsa, Leighton, Mehnert, Sieglbaur bekannt. Norsa, Mehnert und Sieglbauer kamen hauptsächlich deswegen zu dieser Überzeugung, weil sie einen der Daumenanlage und einen dem fünften Metacarpus entsprechenden Strahl in der vorknorpelig angelegten Hand gefunden haben. Sieglbauer führt in seiner Arbeit noch ein weiteres Argument für die Owensche Auffassung an. In den einleitenden Worten betont er drei Arten von Heterochronie in der Entwickelung der Vogelextremität, derart, dass 1. der postaxiale Rand der Extremität dem präaxialen in der Entwickelung vorauseilt, dass 2. eine Heterochronie in proximodistaler Richtung besteht und 3. die hintere Extremität sich schneller entwickelt als die vordere. Die erste Art der Heterochronie führt er als Argument für die Owensche Zählweise an; der zweiten widerspricht er.

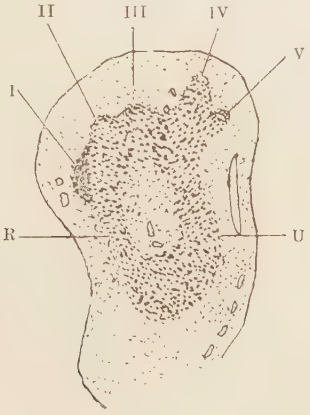
Mit seiner Auffassung isoliert steht Tschan da, der die drei rudimentären Finger dem ersten, zweiten und vierten der pentadactylen Hand gleichstellt. „La comparaison de la main du poulet embryonnaire avec celle de Plesiosaurus établit que les doigts conservés dans la main des oiseaux sont le premier, le deuxième et le quatrième."

Nach diesem kurzen, einleitenden Überblick gehe ich zur Besprechung meiner eigenen Beobachtungen über.

B. Eigene Beobachtungen.

Die ersten Anlagen für Radius und Ulna werden um die Mitte des 5. Tages der Bebrütung deutlich sichtbar. In diesem Stadium der Entwickelung besteht die Flügelanlage aus einem

kaudalwärts gebogenen Fortsatz, der an der Stelle, wo sich später das Ellenbogengelenk bildet, gleichzeitig ventralwärts abgebogen ist. Das distale Ende ist schon in diesem Stadium verbreitert, während die ventrale Seite abgeflacht ist, so dass eine Art Paddelform entsteht. Die Länge der Flügelanlage beträgt nach etwa $4^2/_3$tägiger Bebrütung 1,1 mm. Die Breite nimmt von 0,9 mm am proximalen Ende zu bis 1,1 mm an der verbreiterten Platte. Was die histologische Differenzierung



Textfigur 1.

Normales Landhuhn, 5tägig. Rechte vordere Extremität. Schnitt aus einer Serie. Vergrösserung 28mal.

innerhalb dieser Anlage betrifft, so kann man Radius und Ulna bereits als zwei Stäbchen dicht gedrängt stehender Zellen erkennen, die distalwärts divergieren. Auffallend dabei ist, dass die Anlage für die Ulna erheblich länger ist als die des Radius, was wohl mit Recht auf eine frühere Differenzierung der ulnaren Seite schliessen lässt. Figur 1 der Tafel stellt einen Schnitt aus einer Serie vom $4^2/_3$tägigen Embryo dar. Es ist derjenige Schnitt ausgewählt, in dem der Radius in seiner grössten Ausdehnung getroffen ist, und man sieht infolgedessen deutlich die gegenüber dem Radius vorgeschrittenere

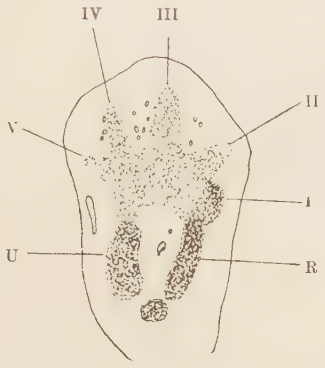
Anlage der Ulna. Dieses Voraneilen der ulnaren Seite bei der Entwickelung bleibt auch noch in den nächsten Stadien bestehen. Bis zum Ende des fünften Tages geht nämlich die Weiterentwickelung folgendermassen vor sich. Die Anlagen von Radius und Ulna verbreitern sich an ihren distalen Enden, so dass hier eine breite Platte verdichteten, embryonalen Gewebes entsteht, wie es in Textfigur 1 dargestellt ist. Von dieser Platte aus, die als erste Anlage des Carpus aufzufassen ist, entwickeln sich nun die Fingerstrahlen. Auch hier überwiegt noch, wie schon bemerkt wurde, die ulnare Seite. Während an der radialen Seite nur undeutlich drei stumpfe Höcker an Stelle der sich später entwickelnden drei ersten Metacarpen zu erkennen sind, sind an der ulnaren Seite die beiden Anlagen des 4. und 5. Metacarpus bereits deutlich in Erscheinung getreten. Vor allem der 4. Metacarpus ist am besten differenziert. Die vorstehenden Verhältnisse werden illustriert durch Textfigur 1 und Figur 2 der Tafel. In histologischer Hinsicht sei noch erwähnt, dass Radius und Ulna sich in ihrem proximalen Teile im Vorknorpelstadium befinden, während alle übrigen Anlagen lediglich als Gewebsverdichtungen bezeichnet werden können.

Flügelanlage bei $5^1/_2$tägigen Embryonen.

Um die Mitte des sechsten Tages fängt der Flügel an, äusserlich seine drei Abschnitte Oberarm, Unterarm und Hand erkennen zu lassen, indem der Winkel zwischen Ober- und Unterarm schärfer geworden ist und die Handplatte sich weiter verbreitert und abgeflacht hat. Auch sind schon äusserlich bei Lupenvergrösserung drei Strahlen in der Handplatte zu erkennen, die den drei ausgebildeten Fingern der Vogelhand entsprechen. Der mittlere Strahl ist am stärksten, der vordere schwächer als der hintere entwickelt. Die Anlage von Unterarm

und Hand hat in diesem Stadium insgesamt eine Länge von etwa 2 mm.

Radius und Ulna beginnen in ihren proximalen Teilen ins Knorpelstadium überzugehen. Während der Radius fast geradlinig verläuft, zeigt die Ulna eine nach aussen konvexe Krümmung (Textfigur 2 u. 3; Figur 3 der Tafel). Zwischen beiden verläuft ein Blutgefäss. Gegen den Humerus hin hängen die Anlagen von Radius und Ulna nahezu zusammen; in distaler Richtung divergieren sie dagegen ziemlich stark und gehen

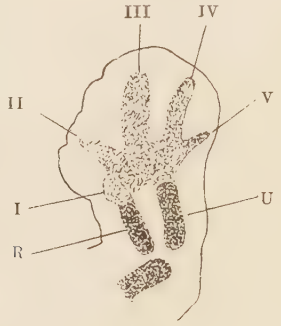


Textfigur 2.

Normales Landhuhn, 5 ½ tägig. Rechte vordere Extremität. Schnitt aus einer Serie. Vergrösserung 18mal.

hier in die Anlage des Autopodiums über. Dieses besteht jetzt aus der als Carpusanlage beschriebenen Platte dicht gedrängter Zellen, von der fünf Strahlen ausgehen, die nach ihrer Lage den Fingern der pentadactylen Hand entsprechen und in noch erheblicherer Weise als Radius und Ulna in distaler Richtung sich auseinanderspreizen, so dass die beiden Randstrahlen nahezu einen Winkel von 180° gegeneinander bilden. Der erste, radialwärts gelegene Strahl ist am wenigsten ausgebildet. Er erscheint als stark vorspringender Höcker am Ende der Radiusanlage und setzt sich gegen das embryonale Gewebe durch

stärkere Färbung und erhebliche Verdichtung ab. Weit besser als der radiale ist der ulnare Randstrahl entwickelt, der dem fünften Finger an der pentadactylen Hand entspricht. Seine Länge beträgt etwa die Hälfte derjenigen des am stärksten entwickelten dritten Strahles. Die Richtung, in welcher er verläuft, bildet mit der Achse der Unterarmanlage nahezu einen rechten Winkel. Von den übrigen Strahlen ist der dritte in der Entwickelung am meisten fortgeschritten, hat also den vierten Strahl überholt. Dagegen ist der zweite Strahl schwächer ent-



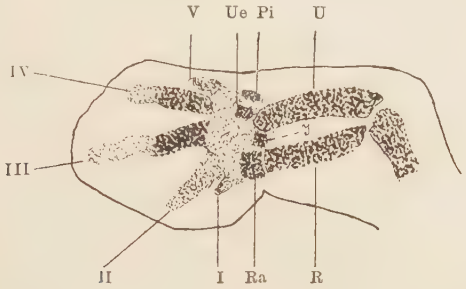
Textfigur 3.

Normales Landhuhn, 5 ½ tägig. Linke vordere Extremität von der volaren Seite gesehen. Vergrösserung 12mal. Aufhellungspräparat.

wickelt als der vierte. Die Reihenfolge im Grössenverhältnis der einzelnen Strahlen ist also folgende: erster, fünfter, zweiter, vierter, dritter. Diese Folge ist auch in histologischer Hinsicht gewahrt, da der erste Strahl aus verdichtetem, embryonalem Gewebe, der fünfte und zweite aus Vorknorpel bestehen, während beim vierten und dritten Strahl der Übergang zum Knorpelstadium erkennbar ist. Die ulnare Abduktion, die beim ausschlüpfenden Hühnchen etwa 100° beträgt, macht sich bereits in diesem Stadium an der Abschwenkung der Handanlage bemerkbar, wenn sie auch erst 12° beträgt. Zur Erläuterung dienen die Textfiguren 2 und 3 und Figur 3 der Tafel.

Fügelanlage bei 6tägigen Embryonen.

Am Ende des sechsten Tages haben Unterarm und Handanlage zusammen eine Länge von etwa 3,5 mm. An der radialen Seite ist der Unterarm gegen die Handanlage durch eine tiefe Kerbe abgesetzt, die einer flachen Einbiegung an der ulnaren Seite entspricht (Textfigur 4). Die Handplatte hängt noch vollkommen zusammen und zeigt noch keine Abspaltung des Daumens von der übrigen Anlage. Doch sind bereits entsprechend den drei mittleren Strahlen drei Vorwölbungen an



Textfigur 4.

Normales Landhuhn, 6tägig. Linke, vordere Extremität von der volaren Seite gesehen. Vergrösserung 12mal. Aufhellungspräparat.

der Handanlage zu unterscheiden, die diese Abspaltung einleiten.

Was die histologische Differenzierung betrifft, so sind Radius und Ulna in das Knorpelstadium eingetreten und haben sich gegen die Anlage des Carpus abgegrenzt. Die distalen Enden haben sich etwas genähert, stehen aber noch immer um ein Viertel Radiuslänge voneinander entfernt. In der Anlage des Carpus beginnt allmählich die Differenzierung im proximalen Teil. An der radialen Seite ist distal vor dem Radiusende eine Vorknorpelanlage zu erkennen, die nach der Lage nur als Radiale gedeutet werden kann. Es setzt sich schon jetzt mit ziemlich scharfen Grenzen gegen die Umgebung

ab und ist das am besten differenzierte Carpalelement. Zwischen Ulna einerseits und dem vierten und fünften Strahl andererseits ist eine Vorknorpelanlage aufgetreten, die nach ihrer Lage vor dem distalen Ulnaende als ein Ulnare aufgefasst werden muss. Ulnarwärts von dieser Anlage, gleichsam aus dem übrigen Carpus herausgedrängt, findet sich ein ziemlich grosser Vorknorpelkern, den ich nach seiner Lage und nach seiner weiteren Entwickelung für das Pisiforme halte. Diese Anlage ist auch gleichzeitig volar verlagert. Noch ein viertes Carpalelement beginnt sich zwischen den distalen Enden von Radius und Ulna zu differenzieren und ist in der Figur 4 der Tafel deutlich zu sehen. Da dieser Kern zwischen die Enden von Radius und Ulna eingeschoben ist, kann man ihn nur für das Intermedium halten. Die von der Carpusanlage ausgehenden fünf Strahlen sind in ihrer Entwickelung erheblich fortgeschritten. Aus dem an der Stelle des ersten Strahles vorspringenden Höcker hat sich jetzt deutlich ein kleiner Strahl gebildet, wie es aus der Textfigur 4 und aus der Figur 4 der Tafel ersichtlich ist. Die Basis dieses Strahles wird vom Radiale gebildet; seine Richtung entspricht ungefähr der des zweiten Strahles. In wenig älteren Stadien ist dieser vorknorpelig angelegte erste Finger bereits wieder rückgebildet, so dass am Ende des siebten Tages nichts mehr von ihm zu sehen ist. Der fünfte Strahl hat sich im Verhältnis zu den drei mittleren Strahlen nur wenig weiterentwickelt, befindet sich also in relativer Rückbildung. In histologischer Beziehung ist er auf derselben Stufe, die er um die Mitte des sechsten Tages erreicht hatte, stehen geblieben, während seine Länge noch etwas zugenommen hat. Die drei mittleren Strahlen haben sich dagegen wesentlich weiterentwickelt, sowohl ihrer Grösse als auch ihrer histologischen Differenzierung nach. Bei weitem am stärksten ist wieder der dritte Fingerstrahl entwickelt, hingegen ist der zweite Strahl gegen den vierten zurückgeblieben. Beim zweiten Finger

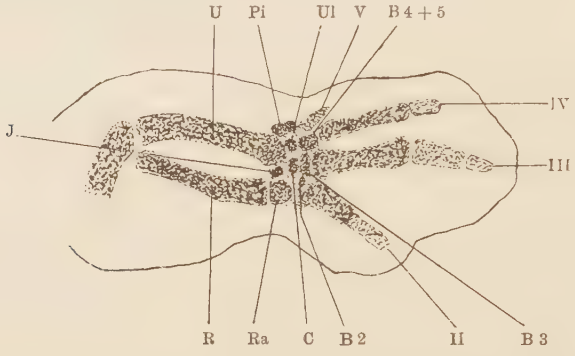
besteht der Fortschritt gegenüber dem vorher beschriebenen Stadium hauptsächlich im Längenwachstum und im Übergang des Gewebes zum Knorpel. Beim dritten und vierten Finger macht sich dagegen schon die Trennung in einen knorpeligen Metacarpus und eine vorknorpelige Phalanx bemerkbar. An der Stelle, wo sich am dritten und vierten Finger die Phalangen absetzen, besteht eine Umbiegung des abgetrennten Endes nach der radialen Seite. Die Spreizung der fünf Fingerstrahlen ist nicht mehr so erheblich als bei $5^1/_2$-tägigen Embryonen; besonders der erste und fünfte Strahl haben sich gegen den zweiten bzw. vierten hin genähert und sind auch gleichzeitig volar verschoben, so dass man nie einen Schnitt bekommt, in dem alle Strahlen gleichmässig in ihrer grössten Ausdehnung getroffen sind.

Flügel bei 7tägigen Embryonen.

Bei Embryonen von sieben Tagen haben Unterarm und Hand eine Länge von etwa 5 mm erreicht. Die ganze Flügelanlage ist schlanker geworden; besonders die Handanlage zeigt eine relative Verschmälerung. Die Trennung der Handanlage in einen ulnaren und radialen Fortsatz — letzterer stellt den sogen. Daumen der Vögel dar — hat bereits eingesetzt, indem sich zwischen dem zweiten und dritten Strahl eine Kerbe bildet, die sich allmählich immer tiefer einschiebt und so den Daumen von der übrigen Anlage der Hand trennt (Textfigur 5 und 6). An der ulnaren Seite hat sich die Vorwölbung, die dem vierten Strahl entspricht, schärfer ausgeprägt. Die ulnare Abduktion, die zuerst nur an den Skeletelementen zu erkennen war, macht sich jetzt auch äusserlich bemerkbar und beträgt bei siebentägigen Embryonen etwa 17^0.

Bevor ich auf die Weiterentwickelung in histologischer Beziehung eingehe, schildere ich die Verhältnisse, wie sie sich im

Aufhellungspräparat darbieten (Textfigur 5). Die beiden distalen Enden von Radius und Ulna haben sich weiter genähert, doch beträgt der Abstand noch etwa eine halbe Radiusbreite. Durch dieses Zusammenrücken ihrer beiden Enden bekommen Radius sowohl wie Ulna eine nach aussen konvexe Krümmung, die bei der Ulna stärker ist als beim Radius. Im Carpus sind am Ende des siebten Tages acht verschiedene, deutlich erkennbare Anlagen vorhanden, indem zu den vier erwähnten proximalen eine zentrale und drei distale hinzukommen. Das



Textfigur 5.

Normales Landhuhn, 7tägig. Linke vordere Extremität von der dorsalen Seite gesehen. Vergrösserung 12mal. Aufhellungspräparat.

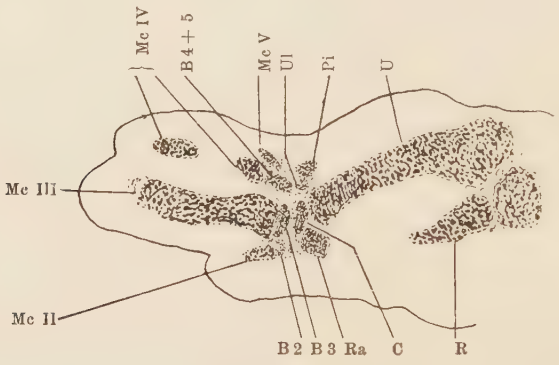
Ulnare hat nicht mehr an Grösse zugenommen, dagegen hat das aussen am Ulnaende gelegene Pisiforme gegen das vorige Stadium wesentliche Fortschritte in der Entwickelung gemacht. Auch das Radiale hat an Grösse zugenommen. Das Intermedium erscheint ein wenig distalwärts verschoben, derart, dass es zwischen dem distalen Ulnaende und dem Radiale zu liegen kommt. Wie schon erwähnt wurde, hat beim siebentägigen Embryo auch bereits im distalen Teil des Carpus die Differenzierung eingesetzt. Zwischen dem Ulnaende und dem vierten und fünften Metacarpus ist eine stabförmige Verdichtung im Gewebe zu erkennen, die ich als Basale 4 + 5 bezeichne, da

sie gleicherweise dem vierten und fünften Metacarpus als Basis dient. Proximalwärts vor den Basen des zweiten und dritten Metacarpus sieht man ebenfalls je eine Verdichtung, die nach ihrer Lage nur als Basalia 2 und 3 zu deuten sind. Zwischen dem Basale 3 und dem Intermedium, also im zentralen Teile des Carpus gelegen, ist schliesslich noch eine kleine Verdichtung erkennbar, die wegen ihrer Lage als ein Centrale angesehen werden muss. Beim gesamten Carpus ist eine Verkürzung in proximo-distaler Richtung eingetreten. Von den fünf Fingerstrahlen ist der erste ganz rückgebildet. In einigen Schnitten sieht man an seiner Stelle nur noch eine geringe Gewebsverdichtung. Der fünfte Strahl ist in der Form und Grösse, die er schon im vorigen Stadium innehatte, bestehen geblieben. Am dritten Strahl haben sich dagegen schon zwei, am vierten eine Phalanx abgesetzt. Die beiden Phalangen des dritten Fingers, weniger die des vierten, sind radialwärts abgebogen. Auch am zweiten Strahl deutet sich eine Phalanx an.

Die Schnittserien bestätigen dieses Bild und ergänzen es vor allem in histologischer Hinsicht. Radius und Ulna zeigen in ihrer ganzen Länge ein Knorpelgewebe, das schon reichlich Intercellularsubstanz gebildet hat. Auch die perichondrale Ossifikation hat bereits an der Diaphysenmitte begonnen, wo schon ein schmaler Knochensaum zu erkennen ist. Schon um die Mitte des siebten Tages lässt sich der erste Anfang der perichondralen Verknöcherung nachweisen. Von den Carpalelementen sind Pisiforme und Radiale ins Knorpelstadium übergegangen, während bei den Basalia 3 und 4 + 5 die Verknorpelung gerade beginnt. Ulnare, Centrale, Intermedium und Basale 2 bestehen nur aus einer Verdichtung des Gewebes und differenzieren sich durch intensivere Färbung mit Hämatoxylin. Die Metacarpalia sind mit allen vorhandenen Phalangen verknorpelt, doch ist das Stadium der Verknorpelung ein verschiedenes. Während das Gewebe der Metacarpalia drei und vier reichlich

hyaline Zwischensubstanz enthält, finden wir sie beim zweiten Metacarpus nur spärlich und beim fünften noch weniger ausgebildet. Beim dritten Metacarpus hat auch die perichondrale Ossifikation bereits eingesetzt; beim vierten machen sich die ersten Anfänge bemerkbar. Von den Phalangen hat die proximale Phalanx des dritten Fingers schon hyaline Zwischensubstanz gebildet, die distale und diejenige des vierten Fingers noch nicht.

Textfigur 6 zeigt einen mittleren Schnitt aus einer Serie



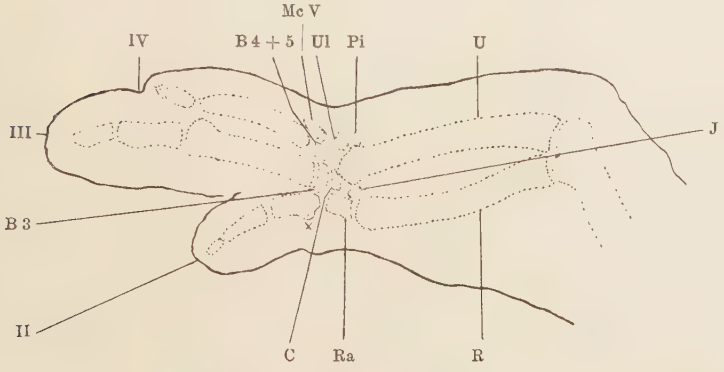
Textfigur 6.

Normales Landhuhn, 7 tägig. Rechte vordere Extremität. Mittlerer Schnitt aus einer Serie. Vergrösserung 20 mal.

vom Flügel eines siebentägigen Embryos. In ihm sind alle Basalia, Centrale und Ulnare ungefähr in ihrer grössten Ausdehnung getroffen, dagegen sind Radiale, Pisiforme und fünfter Metacarpus nur angeschnitten. Diese drei Anlagen sind in den mehr volar gelegenen Schnitten umfangreicher, ebenso das Intermedium, das auf dem abgebildeten Schnitt überhaupt nicht getroffen ist. Hieraus ist also der Schluss zu ziehen, dass Radiale, Pisiforme, Intermedium und fünfter Metacarpus gegen die übrigen Skeletelemente volar verschoben sind.

Flügel bei 8tägigen Embryonen.

Die Länge von Unterarm und Hand beträgt am Ende des achten Tages ungefähr 7 mm. Die Abspaltung des Daumens von der übrigen Handanlage ist komplett geworden. Dadurch dass die ursprünglich breite Handplatte mehr und mehr ihre Wachstumsenergie in der Längsrichtung entfaltet, zeigt die Handanlage ein schlankeres Aussehen und nähert sich allmählich ihrer definitiven Form. Die dem vierten Strahl entsprechende,



Textfigur 7.

Normales Landhuhn, 8tägig. Linke vordere Extremität von der volaren Seite gesehen. Vergrösserung 12mal. × Fortsatz des zweiten Metacarpus für den Ansatz der Sehne des M. extensor metacarpi radialis (Hoffmann). Aufhellungspräparat.

aussen sichtbare Vorwölbung ist mehr an die volare Seite gerückt. An der ulnaren Seite ist die flache Einbiegung in der Höhe des Carpus mit der zunehmenden ulnaren Abduktion schärfer ausgeprägt. Diese hat mit acht Tagen einen Winkel von 25° erreicht (Textfigur 7).

Radius und Ulna zeigen gegen das vorige Stadium nur geringe Veränderungen. Gegen den Humerus haben sie konkave Gelenkflächen gebildet und der Knochensaum ihrer Diaphysen hat sich verbreitert. Der Carpus hat sich in proximo-distaler

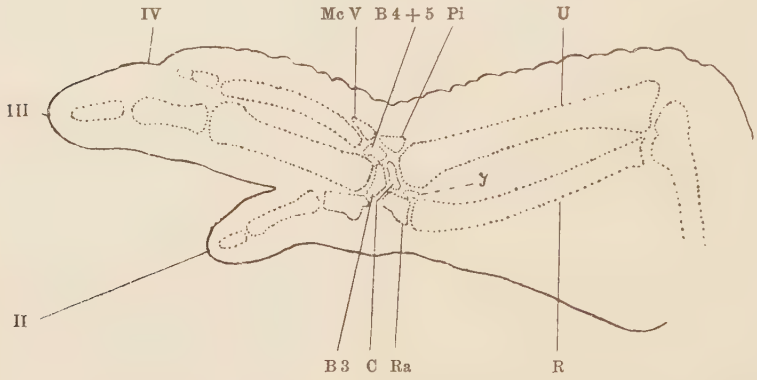
Richtung weiter verschmälert, steht aber, was die Ausbildung seiner Anlagen betrifft, jetzt auf dem Höhepunkt der Entwickelung, da er von nun ab teilweise regressive Wege einschlägt. Das Basale 2 hat sich bereits mit dem zweiten Metacarpus vereinigt. Ich halte diesen Schluss für berechtigt, da der zweite Metacarpus jetzt bis zu der Stelle in den Carpus vorspringt, an der vorher isoliert das Basale 2 gelegen hat. Das Ulnare hat noch wenig an Grösse zugenommen und ist durch die erwähnte Verschmälerung des Carpus in proximo-distaler Richtung und durch die ulnare Abduktion nach aussen zum Teil dorsal auf das Pisiforme gedrängt worden. Die übrigen Carpalelemente haben ihre Lage beibehalten und geben in topographischer Hinsicht dasselbe Bild, wie es im vorigen Stadium beschrieben wurde. Nur das Centrale hat sich nach der ulnaren Seite etwas verlängert. Die histologische Differenzierung ist weiter fortgeschritten. Es muss hier ein Unterschied gemacht werden zwischen den bleibenden Elementen und den wieder verschwindenden Anlagen. Die bleibenden Elemente Radiale, Pisiforme, Basalia 3 und 4 + 5 befinden sich sämtlich im Knorpelstadium, wenn auch das Knorpelgewebe auf verschiedenen Stufen der Entwickelung steht. Radiale und Pisiforme sind nämlich in histologischer Beziehung den beiden Basalia voraus, da ihr Knorpelgewebe schon mehr Intercellularsubstanz gebildet hat. Das Gewebe derjenigen Elemente des Carpus, die wieder rückgebildet oder nicht zu Knochen ausdifferenziert werden, kommen nicht über das Vorknorpelstadium hinaus. In der Ausbildung der Fingerstrahlen sind folgende Fortschritte zu verzeichnen. Am proximalen Ende des zweiten Metacarpus entsteht an der radialen Seite ein kleiner Höcker, der in den späteren Stadien zu einem ziemlich langen Fortsatz auswächst (in Textfigur 7 mit einem × bezeichnet). Auch am dritten Metacarpus bildet sich ein kleiner Vorsprung aus, der an der ulnaren Seite des distalen Endes seinen Sitz hat. Hier

legt sich später der vierte Metacarpus an, um mit dem dritten zu verwachsen. Angedeutet wird dieser Vorgang jetzt schon dadurch, dass das distale Ende des vierten Metacarpus sich nach dem erwähnten Höcker umbiegt, und der Schaft des vierten Metacarpus dadurch eine nach der ulnaren Seite konvexe Krümmung erhält. Der fünfte Metacarpus hat den Höhepunkt seiner Entwickelung überschritten. Er nimmt allmählich an Grösse ab und ist im allgemeinen bei 12 tägigen Embryonen nicht mehr nachzuweisen. An dem dritten und vierten Metacarpus ist die perichondrale Ossifikation weiter fortgeschritten. Am dritten Metacarpus besteht schon ein ziemlich breiter Knochensaum und auch am vierten ist ein schmaler Saum zu erkennen. Am zweiten Finger ist die Abtrennung der Phalanx, die sich im vorigen Stadium andeutete, vollzogen worden; es ist sogar schon die Absetzung einer zweiten Phalanx deutlich zu erkennen. Die beiden Phalangen des dritten Fingers haben gegen das vorige Stadium nur geringe Fortschritte aufzuweisen. Am vierten Finger scheint sich die Abtrennung einer zweiten, vorknorpeligen Phalanx vorzubereiten, doch wird diese nicht komplett. Vielmehr bildet sich diese Phalanx wieder zurück.

Flügel bei 9tägigen Embryonen.

Die äussere Form des Flügels hat sich bis zum Ende des neunten Tages gegen das vorige Stadium nicht wesentlich verändert. Seine Länge hat um 1,5 mm zugenommen und beträgt etwa 8,5 mm. Der radiale Fortsatz der Handanlage, der den sogen. Daumen, besser gesagt den zweiten Finger, enthält, ist schmäler geworden und von dem ulnaren Fortsatz weiter abgespalten (Textfigur 8). Das in diesem Stadium äusserlich am meisten Auffallende ist das Auftreten der ersten Federanlagen an der ulnaren Seite in Form von flachen Hautpapillen. Die ulnare Abduktion hat einen Winkel von 37° erreicht.

Die beiden Anlagen von Radius und Ulna nehmen allmählich ihre definitive Form an. Sie werden in der Mitte schlanker, während ihre Gelenkenden sich verstärken. Ihre Wachstumsenergie entfaltet sich von jetzt ab hauptsächlich in der Längsrichtung. Die beiden distalen Enden rücken weiter zusammen und drängen das Intermedium gegen das Radiale. Der Knochensaum der Diaphysen hat erheblich an Stärke zugenommen. Von den Anlagen des Carpus ist das Ulnare vollkommen geschwunden. Dass es sich mit dem Pisiforme ver-

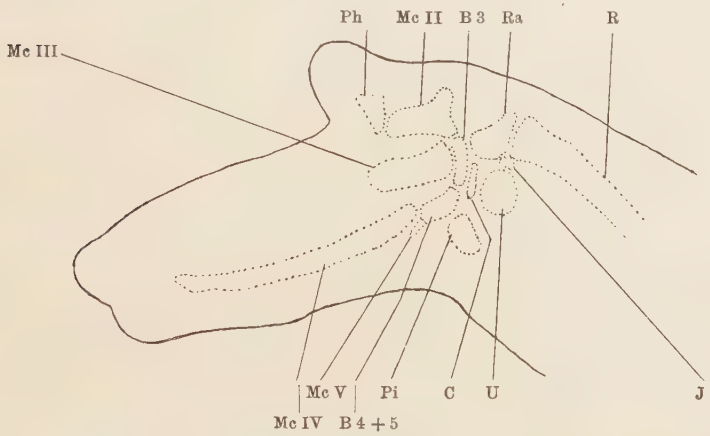


Textfigur 8.

Normales Landhuhn, 9tägig. Linke vordere Extremität von der radio-volaren Seite gesehen. Vergrösserung 12mal. Aufhellungspräparat.

schmolzen hat, ist nicht anzunehmen, da das Pisiforme von jetzt ab als kegelförmiger Knorpel sich darbietet, dessen Basis proximalwärts und dessen Spitze distalwärts gerichtet ist, sich also nach der Seite hin verjüngt, an welcher früher das Ulnare gelegen hat. Das Centrale hat sich radialwärts und ulnarwärts verlängert, doch ist seine Struktur immer noch prochondral. Auch das Intermedium bleibt zunächst noch auf vorknorpeliger Stufe stehen und vereinigt sich in den nächstbeschriebenen Stadien mit dem Radiale. Es hat seine Form und Lage etwas geändert, indem es durch das Zusammenrücken der distalen

Enden von Radius und Ulna mehr distal verschoben und gleichsam plattgedrückt ist. Von den übrigen Carpalanlagen muss noch das Basale 4 + 5 erwähnt werden. Dieses bildet an seinem distalen Ende einen Fortsatz, der sich gegen den dritten Metacarpus hin erstreckt und ihn in späteren Stadien an der volaren Seite umgreift. Was die histologische Differenzierung der bleibenden Carpalelemente betrifft, so ist gegen das vorige Stadium nur ein geringer Fortschritt wahrzunehmen. Sie be-



Textfigur 9.

Normales Landhuhn, 9tägig. Mittlerer Schnitt aus einer Serie. Vergrösserung 20mal.

stehen noch alle aus Knorpelgewebe, das beim Radiale und Pisiforme schon etwas mehr hyaline Zwischensubstanz gebildet hat als beim Basale 3 und 4 + 5.

Auch die Metacarpalia mit ihren Phalangen müssen noch verschiedener Punkte wegen Erwähnung finden. Das distale Ende des zweiten Metacarpus beginnt, sich dem dritten Metacarpus zu nähern. Diese Annäherung nimmt ständig zu, so dass schliesslich der zweite Metacarpus in eine scharfe Winkelstellung zu seinen Phalangen gerät. Der Fortsatz am proximalen Ende des zweiten Metacarpus ist radialwärts in die

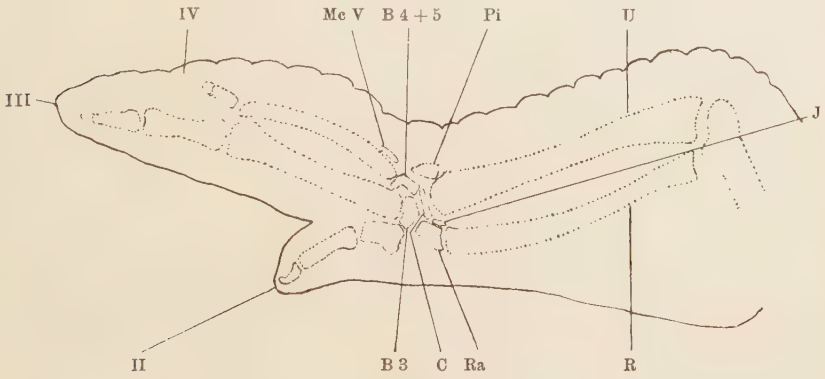
Länge gewachsen. Die Anlehnung des distalen Endes des vierten Metacarpus an die Protuberanz des dritten hat weiter zugenommen, wird aber in diesem Stadium noch nicht vollzogen. Am zweiten Finger hat sich jetzt die zweite Phalanx vollkommen abgesetzt. An den Grundphalangen des zweiten und dritten Fingers beginnt an den Diaphysen die perichondrale Ossifikation. Auffallend hierbei ist, dass am zweiten Finger die Verknöcherung an der Phalanx viel früher einsetzt als an dem dazu gehörigen Metacarpus. Vorstehend beschriebene Verhältnisse veranschaulichen die Textfiguren 8 und 9. Zu dem Schnitt, den Textfigur 9 darstellt, muss noch bemerkt werden, dass Ulnakopf, Pisiforme und Metacarpus 5 nur angeschnitten sind.

Flügel bei 10tägigen Embryonen.

Während der Flügel in der Breite nur wenig zugenommen hat, ist seine Wachstumsenergie in der Längsrichtung dauernd gleich stark. Am Ende des 10. Tages misst er in der Länge 10 mm. Die Anlagen der Federn sind grösser geworden, bestehen aber noch aus flachen Cutispapillen. Die dem vierten Finger entsprechende, äusserlich sichtbare Vorwölbung ist vollkommen auf die volare Seite gerückt, so dass sie bei dorsaler oder volarer Betrachtung des Flügels am Umriss nicht mehr sichtbar ist. Die ulnare Abduktion hat sich gegen das vorige Stadium um 8^0 erhöht und beträgt somit 45^0.

Bei der Skeletentwickelung fällt eine merkliche Verlangsamung der Entfaltung gegenüber den bisher beobachteten Stadien auf (Textfigur 10 und Figur 5 der Tafel). Nur die sich rückbildenden Elemente machen auf ihrem regressiven Wege wesentlichere Fortschritte. Das Intermedium hat sich an die ulnare Seite des Radiale angelegt und verwächst mit ihm. In der Photographie des Aufhellungspräparates ist es noch undeut-

lich als selbständiges Centrum zu erkennen, das dicht an das Radiale angedrängt ist. Das Gewebe des Centrale wird bindegewebig, zieht als fibröser Strang von der ulnaren Seite des Radiale zwischen Basale 3 und Ulnakopf hindurch zum Basale 4 + 5 und Pisiforme und wandelt sich so allmählich zum Ligamentum carpi internum um. Der fünfte Metacarpus wird immer kleiner und ist im allgemeinen in dem nächstbeschriebenen Stadium vollkommen rückgebildet. An der zweiten Phalanx des zweiten Fingers ist eine auffallende Krümmung eingetreten,



Textfigur 10.

Normales Landhuhn, 10 tägig. Rechte vordere Extremität von der dorso-ulnaren Seite gesehen. Vergrösserung 12 mal. Aufhellungspräparat.

die in manchen Fällen schon mit dem neunten Tage einsetzt. Am dritten Finger deutet sich die Abtrennung einer dritten Phalanx an, welche aber nicht ausgebildet wird, sondern im nächsten Stadium wieder verschwunden ist. Die perichondrale Ossifikation hat weitere Fortschritte gemacht und beginnt jetzt auch bei der zweiten Phalanx des dritten Fingers.

Was an den Aufhellungspräparaten von 10 tägigen Flügeln noch besondere Beachtung verdient, ist die überaus klare Topographie der einzelnen Skeletelemente gegeneinander bei auffallendem Licht. Schon bei makroskopischer, besser noch bei

Lupenbetrachtung lassen sich, wenn man zunächst die Stellung der Hand gegen den Unterarm ins Auge fasst, drei deutliche Unterschiede erkennen: 1. die bereits erwähnte ulnare Abduktion, 2. eine weniger ausgeprägte Beugung in der Gegend des Carpus, 3. eine ziemlich beträchtliche Torsion. Durch die ulnare Abduktion wird der Carpus an der ulnaren Seite stark eingeengt, so dass das in diesem Stadium noch kegelförmige Pisiforme zum grossen Teil auf die volare, äussere Seite des Ulnakopfes verschoben wird. Dagegen hat das Intermedio-Radiale einen ausgedehnten Raum zu seiner Entwickelung frei. Es passt sich auch diesem ihm zur Verfügung stehenden Raum in der äusseren Form an, indem es sich an der radialen Seite stärker entwickelt, während es nach der ulnaren Seite hin an Breite abnimmt, da ja der Carpus hier mehr eingeengt ist. Die Beugung im Handgelenk ist wohl allein der Beengung in der Eischale zuzuschreiben, da sie mit dem weiteren Wachstum des Flügels zunimmt, aber beim ausgeschlüpften Hühnchen fast vollkommen zurückgeht. Die Torsion im Handgelenk bleibt dagegen auch beim erwachsenen Tiere bestehen. Sie hat so stattgefunden, dass sich die Metacarpalia 2 und 4 mit ihren Phalangen und dem Basale 4+5 um den dritten Metacarpus gedreht haben, derart, dass der zweite Metacarpus mehr dorsal, der vierte mehr volar gerückt ist. Diese Drehung ist sehr deutlich und betrifft besonders den vierten Metacarpus mit seinem Basale und seiner Phalanx, so dass er bei rein volarer Betrachtung mit seinem Basale und seinen beiden Enden teilweise den dritten Metacarpus deckt. Dem entspricht auch die bereits erwähnte Tatsache, dass die der Spitze des vierten Fingers entsprechende, äusserlich am Flügel sichtbare Vorwölbung ganz an die volare Seite gerückt ist.

Aus dieser Beschreibung der topographischen Beziehungen geht hervor, dass man, um sämtliche Skeletelemente möglichst nebeneinander auf eine Fläche projizieren zu können, nur die

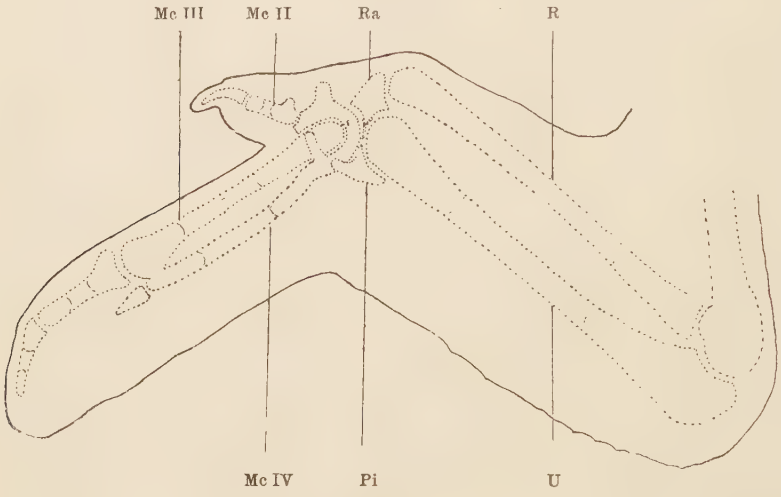
Richtung von dorso-ulnar nach radio-volar oder umgekehrt wählen kann. Nach den vorstehenden Ausführungen bestehen am Ende des 10. Tages Unterarm und Hand noch aus 15 einzelnen Elementen, nämlich Radius, Ulna, Intermedio-Radiale, Pisiforme, 2 Basalia, 4 Metacarpalia und 5 Phalangen, die alle noch keine Verwachsungen untereinander erkennen lassen.

Flügel bei 12tägigen Embryonen.

In diesem Stadium haben Unterarm und Hand eine Länge von 16 mm erreicht. Die Federanlagen sind jetzt am ganzen Flügel vorhanden, sind aber an der ulnaren Seite stärker als an der radialen, an der dorsalen stärker als an der volaren entwickelt. Besonders an der ulnaren Seite der ganzen Flügelanlage wie der des Daumens sind die anfänglich bestehenden Cutispapillen zu langen Fäden ausgewachsen. An der Endphalanx des zweiten Fingers ist eine Kralle zur Entwickelung gekommen, die mit dem 11. Tage erscheint und am 12. Tage in ausgeprägter Weise hervortritt. An der Spitze des ulnaren Teiles der Hand kann ich kein Gebilde erkennen, das als Kralle gedeutet werden könnte. Die ulnare Abduktion beträgt gegen Ende des 12. Tages etwa 55°.

Die Diaphysen von Radius und Ulna sind von starken Knochenhülsen umgeben. In der Mitte hat die perichondrale Ossifikation die Knorpelsubstanz vollkommen durchbrochen, so dass es hier schon zur Bildung ausgedehnter Markräume gekommen ist. Die proximale Reihe der Carpalelemente besteht in diesem Stadium nur noch aus dem Intermedio-Radiale und dem Pisiforme. Das Intermedio-Radiale besitzt drei konkave Gelenkflächen: an der proximalen Seite für den Radiuskopf, an der distalen für den Basalteil des Carpo-Metacarpus, an der ulnaren Seite für den radialwärts gelegenen Teil der Gelenkfläche des Ulnakopfes. An der radialen Seite des Intermedio-

Radiale liegt ein bindegewebiges Sesambein, das am 8.—9. Tage der embryonalen Entwickelung erscheint und nach der Angabe von Sieglbauer in die Sehne des Musculus propatagialis longus eingeschlossen liegt. Das Pisiforme, das noch mit dem 10. Tage der Entwickelung einem Kegel glich, hat im zwölftägigen Stadium angefangen, zwei Fortsätze zu bilden. Der eine setzt sich in distaler Richtung fort und schiebt sich



Textfigur 11.

Normales Landhuhn, 14tägig. Rechte vordere Extremität von der radio-volaren Seite gesehen. Vergrösserung 7mal. Aufhellungspräparat.

volar über das Basale 4 + 5 hinweg; der andere schiebt sich zwischen Ulnakopf und Basale 3 und 4 + 5 in das Gelenk vor. Berücksichtigt man hierbei die Torsion, so ist es klar, dass das Basale 4 + 5 von den beiden Fortsätzen des Pisiforme umgriffen wird, wie es aus Textfigur 11 ersichtlich ist. An Gelenkflächen hat das Pisiforme zwei. Mit der einen artikuliert es proximalwärts in breiter Fläche mit dem äusseren, distalen Teile der Gelenkfläche des Ulnakopfes; die zweite wird durch die Incisur zwischen den beiden Fortsätzen gebildet und arti-

kuliert mit dem Basale 4 + 5. Pisiforme und Intermedio-Radiale, die beide noch keine Ossifikation erkennen lassen, werden durch das bindegewebige, aus dem Centrale hervorgegangene Ligamentum carpi internum verbunden, das von der distalen und ulnaren Gelenkfläche des Intermedio-Radiale ausgeht und, Ulna und Carpo-Metacarpus voneinander trennend, an dem Gelenkfortsatz des Pisiforme sich anheftet. Es ist in erheblichem Masse an der Bildung der Gelenkflächen beteiligt und vertritt wohl die Stelle eines Meniscus. Die Carpalelemente der distalen Reihe, die am Ende des 10. Tages noch aus zwei selbständigen Knorpelstücken bestanden, den Basalia 3 und 4 + 5, treten von da ab in immer enger werdende Beziehung zueinander und zum Metacarpus. Schon im Laufe des 11. Tages tritt eine Verwachsung des Basale 3 mit dem Metacarpus 2 ein, so dass das Knorpelgewebe des einen kontinuierlich in das des anderen übergeht. Im Laufe des 12. Tages folgt dann die Verwachsung des Basale 3 mit dem Basale 4 + 5. Auch die Verbindung der Basalia mit dem dritten und vierten Metacarpus wird am Ende des 12. Tages eingeleitet, da zwischen dem vierten Metacarpus und dem Basale 4 + 5 bereits eine Brücke jungen Knorpelgewebes besteht. Basale 3 und dritter Metacarpus sind dagegen noch vollständig durch Bindegewebe voneinander getrennt. Der Fortsatz des Basale 4 + 5 ist an der volaren Seite ganz über den dritten Metacarpus hinweggewachsen. Die Metacarpalia sind noch fast ganz durch Bindegewebsschichten voneinander isoliert; nur zwischen den distalen Enden des dritten und vierten Metacarpus besteht schon eine schmale Knorpelbrücke. Der zweite Metacarpus besteht noch immer aus reinem Knorpelgewebe und zeigt noch keine Ossifikation. Dagegen ist diese bei dem dritten Metacarpus soweit fortgeschritten, dass der mittlere Teil der Diaphyse bereits total verknöchert und mit Knochenmark erfüllt ist. Bei dem vierten Metacarpus hat sich gleichfalls schon ein kleiner Markraum gebildet. Was

die Phalangen betrifft, so ist zunächst zu erwähnen, dass die bisher etwas radialwärts abgebogenen Phalangen des dritten Fingers sich von jetzt ab nach der ulnaren Seite umbiegen. Dies betrifft besonders die zweite Phalanx. Am zweiten Finger hat sich die erste Phalanx mit einem breiten Knochensaum umgeben; die zweite Phalanx zeigt noch keine Ossifikation. An ihr hat sich, wie ich bereits erwähnt habe, eine Kralle ausgebildet, die in Gestalt einer hohen Hornkappe der Phalanx aufgesetzt ist. Am dritten Finger hat die perichondrale Ossifikation in der Diaphyse der ersten Phalanx die Knorpelsubstanz durchbrochen; bei der zweiten Phalanx besteht auch bereits eine dünne Knochenhülse. An der Phalanx des vierten Fingers hat die Ossifikation noch nicht eingesetzt.

Zur Illustrierung dieses Stadiums habe ich einen Flügel von einem 14tägigen Embryo gewählt, da er im wesentlichen dasselbe Bild bietet, aber alles klarer und übersichtlicher zeigt. Die wenigen Unterschiede gegen das 12tägige Stadium sind der Fortschritt in der Ossifikation, in der weiteren Verwachsung der Basalia 3 und 4 + 5 mit dem zweiten und vierten Metacarpus und im allgemeinen Wachstum. Die in der Figur 11 eingezeichneten feinen Linien geben die Knorpelknochengrenze der langen Röhrenknochen an, wie sie im Aufhellungspräparat durch Färbung mit Methylgrün markiert sind.

Zum Verständnis der weiteren Entwickelung des Flügels genügt es, sich die definitive Gestaltung desselben vor Augen zu führen. Figur 7 der Tafel zeigt die Photographie eines Skeletes vom Flügel eines normalen, etwa zweijährigen Landhuhnes in $^5/_7$ der natürlichen Grösse. Wir sehen, dass die Länge des ausgewachsenen Flügels durchschnittlich 14 bis 15 cm beträgt. Der Radius ist schwächer entwickelt als die Ulna, was sich sowohl auf die Länge als auch auf die Dicke bezieht. Beide zeigen eine leichte, noch volar konkave Biegung und artikulieren miteinander an den proximalen und distalen

Enden. Gegen den Humerus hin bilden beide konkave, gegen den Carpus hin konvexe Gelenkflächen. Ausser der volar konkaven Biegung weist der Radius noch eine ganz schwache radialwärts konvexe, die Ulna eine stärkere ulnarwärts konvexe Krümmung auf. An der Bildung des Handgelenks sind beide Unterarmknochen beteiligt; es überwiegt dabei aber bei weitem der Ulnakopf, der eine umfangreiche, sattelförmige Gelenkfläche für die Verbindung mit dem distalen Radiuskopf, dem Intermedio-Radiale und dem Pisiforme trägt. Dieser Sattel bildet eine einheitliche Gelenkfläche, die an der radialen Seite des Ulnakopfes beginnt, über die distale Fläche desselben hinwegzieht und an der ulnaren Seite endet. Der Radiuskopf artikuliert nur mit dem Ulnakopf und dem Radiale. An Hand der Photographie sind diese Verhältnisse leicht zu erkennen.

Der Carpus besteht nur noch aus dem Intermedio-Radiale und dem Pisiforme. Besonders letzteres nimmt wesentlichen Anteil an der Bildung des Handgelenkes, indem sich der Gelenkfortsatz bedeutend verstärkt hat und Ulnakopf und Carpo-Metacarpus vollkommen voneinander trennt. Durch die beiden Fortsätze des Pisiforme wird eine konkave Gelenkfläche gebildet, in der der Basalteil des Carpo-Metacarpus schleift. Die Form des Pisiforme bezeichnet man am besten als kommaförmig. Das Intermedio-Radiale hat seine im vorigen Stadium beschriebene Lage und Form beibehalten. Es ist von dichten Knorpelmassen umgeben und füllt den Raum zwischen Radiuskopf und Basalteil des Carpo-Metacarpus aus. Die Gelenkflächen und das Pisiforme und Intermedio-Radiale verbindende Ligament wurden bereits eingehend erwähnt. Das Bemerkenswerteste des Endstadiums der Entwickelung ist die vollkommen gewordene Ausbildung des Carpo-Metacarpus, der ja durch Verwachsung des zweiten, dritten und vierten Metacarpus und der Basalia 2, 3 und 4 + 5 entstanden ist. Wie diese allmähliche Verschmelzung zustande kommt, dürfte an der Hand der

Photographien 5—7 und der Textfiguren 8—11 verständlich sein. Alle sechs genannten Skeletelemente bilden jetzt einen einzigen Knochen, an dem einigermassen deutlich nur noch Metacarpus 3 und 4 zu unterscheiden sind. Am proximalen Ende des Carpo-Metacarpus markieren sich auch noch die früher erwähnten Fortsätze des zweiten Metacarpus und des Basale 4+5; letzterer besteht nur noch aus einer in einen kleinen Höcker auslaufenden Leiste an der volaren Seite. Die Zahl der Phalangen beträgt im definitiven Stadium am zweiten Finger zwei, am dritten zwei und am vierten eins. Von ihnen trägt nur die Endphalanx des zweiten Fingers eine Kralle.

C. Zusammenfassung der Beobachtungen mit Berücksichtigung der Literatur.

Um sich einen klaren Überblick über die Hauptmomente der Untersuchungen zu verschaffen und um dieselben richtig bewerten zu können, ist es notwendig, die gemachten Beobachtungen in bezug auf die einzelnen Skeletabschnitte kurz zusammenzufassen und mit den Anschauungen anderer Autoren zu vergleichen.

Zeugopodium. Wir sahen, dass die erste Anlage des Zeugopodiums um die Mitte des fünften Tages in Form von zwei Säulen verdichteten, embryonalen Gewebes auftritt und dass in den ersten Stadien der Entwickelung die ulnare Seite zeitlich voraus ist. Dieser Unterschied ist aber schon mit $5^1/_2$ Tagen ausgeglichen, so dass von da ab die histologische Entwickelung bei Radius und Ulna gleichmässig fortschreitet. Nachdem um die Mitte des sechsten Tages bei beiden der Übergang zum Knorpelstadium stattgefunden hat, beginnt um

die Mitte des siebten Tages die perichondrale Ossifikation, die mit 12 Tagen soweit fortgeschritten ist, dass weite Markräume entstanden sind. Für das prochondrale Stadium des Zeugopodiums finden wir also die von S i e g l b a u e r angegebene erste Art der Heterochronie bestätigt, die sich in einem Vorauseilen des postaxialen Randes der Extremität gegen den präaxialen kundgibt.

B a s i p o d i u m. Auf die Entwickelung des Basipodiums muss ich etwas ausführlicher eingehen, da sich hier noch die verschiedensten Ansichten gegenüberstehen. Nach meinen eigenen Untersuchungen geht dieselbe in folgender Weise vor sich. Nachdem Radius und Ulna am Ende des fünften Tages vorknorpelig angelegt sind, verbreitern sich ihre beiden distalen Enden zu einer gemeinsamen Platte verdichteten, embryonalen Gewebes von gleichmässiger Struktur, die auch mit $5^3/_4$ Tagen noch keine isolierten Zentrierungen erkennen lässt, obwohl zu dieser Zeit im dritten und vierten Fingerstrahl bereits hyaliner Knorpel nachweisbar ist. Erst mit sechs Tagen treten in dieser breiten Platte die vier proximalen Verdichtungen auf, die ich als Radiale, Pisiforme, Ulnare und Intermedium beschrieben habe. Dass diese Zentren so zu deuten sind, ist im wesentlichen aus ihrer Lage zueinander und zu den distalen Enden von Radius und Ulna abzuleiten. Das Genauere ist bei der Beschreibung der Lage in den einzelnen Stadien der Entwickelung nachzulesen. Bei siebentägigen Embryonen treten zu den vier proximalen eine zentrale und drei distale Anlagen hinzu. Da die zentrale in der Mitte des Carpus und der anderen Carpalelemente gelegen ist, habe ich sie für das Centrale erklärt, während sich die drei distalen Anlagen durch ihre Beziehungen zu den Metacarpen als zweites, drittes und viertes Basale dokumentieren. Da letzteres auch dem fünften Metacarpus als Basis dient, habe ich es als Basale $4+5$ bezeichnet. Für die rudimentären Randstrahlen werden demnach keine

eigenen Basalia mehr angelegt. In histologischer Hinsicht sind Radiale und Pisiforme mit sieben Tagen verknorpelt, während bei den Basalia 3 und 4 + 5 die Chondrifikation gerade beginnt. Die übrigen Anlagen, Ulnare, Centrale, Intermedium und Basale 2 sind als Gewebsverdichtungen anzusprechen. Die Umrisse sind zwar etwas undeutlich, aber doch zur Abgrenzung genügend erkennbar und in den Textfiguren der Deutlichkeit halber als scharf wiedergegeben. Von den acht in diesem Stadium bestehenden Carpalelementen kann nur das Pisiforme als isoliert bleibendes Skeletstück bezeichnet werden, während die übrigen bei der weiteren Entwickelung teils untereinander oder mit den Metacarpen verschmelzen, teils bindegewebig oder gar ganz rückgebildet werden. Das am flüchtigsten auftretende Carpalelement ist entschieden das Basale 2, das schon bei achttägigen Embryonen mit dem zweiten Metacarpus verwachsen ist. Diesem Umstande messe ich noch besondere Bedeutung zu, wie wir später sehen werden. Übrigens sei noch bemerkt, dass diejenigen Carpalelemente, die nie zu Knochen ausdifferenziert werden, nicht über das Vorknorpelstadium hinauskommen. Verfolgen wir nämlich diese Elemente weiter, so sehen wir, dass das Centrale allmählich bindegewebig wird und sich bei ungefähr 10 tägigen Embryonen zum Ligamentum carpi internum umbildet. Das Ulnare verschwindet schon mit dem neunten Tage vollkommen, während sich das Intermedium noch bis zum zehnten Tage vorknorpelig erhält, dann aber im Radiale aufgeht. Interessant ist von den beiden bleibenden, proximalen Carpalstücken das Verhalten des Pisiforme. Zuerst finden wir es ganz ulnarwärts, beinahe ausserhalb des Carpus gelegen, aber auch da schon volar verschoben. Dann rückt es mit dem Verschwinden des Ulnare mehr und mehr gegen den Carpus vor, bis es schliesslich nach Ausbildung seiner beiden Fortsätze zum wichtigsten der beiden isoliert bleibenden Handwurzelknochen wird. Das Radiale, das seine ursprüngliche

Lage vor dem distalen Radiusende im wesentlichen beibehält, nimmt, wie schon erwähnt wurde, das Intermedium auf, so dass wir es als Intermedio-Radiale zu bezeichnen haben. Die distale Reihe der Carpalelemente verwächst vollkommen mit den drei bleibenden Metacarpalia zum Carpo-Metacarpus. Diese Verschmelzung beginnt im Laufe des achten Tages mit der Vereinigung des Basale 2 mit dem zweiten Metacarpus; dann folgt im Laufe des 11. Tages die Verwachsung des Basale 3 mit dem zweiten Metacarpus, am 12. Tage diejenige des Basale 3 mit dem Basale 4 + 5 und der Anfang der Vereinigung des Basale 4 + 5 mit dem vierten Metacarpus. In den letzten zur Untersuchung gelangten Serienschnitten von Flügeln 14 tägiger Embryonen bestehen alle später ossifizierenden Carpalelemente (Intermedio-Radiale, Pisiforme, Basalia 3 und 4 + 5) noch aus hyalinem Knorpelgewebe.

Vergleiche ich diesen Entwickelungsgang des Carpus mit den Beobachtungen anderer Autoren, so finde ich keinen, mit dem sich meine Ergebnisse vollkommen decken. In bezug auf die beiden zur vollen Ausbildung gelangenden Carpalelemente stimme ich im wesentlichen mit der Auffassung von Sieglbauer überein, der bei seinen Untersuchungen bei der Ente und beim Pinguin ganz ähnliche Verhältnisse gefunden und deshalb auch die bleibenden Handwurzelknochen als Intermedio-Radiale und Pisiforme gedeutet hat. Auch W. K. Parker hat schon in dem radialen Carpalelement ein Intermedio-Radiale erkannt, da er die beiden Bestandteile bei Gallus, Falco tinunculus und Opisthocomus gesehen hat. Zu derselben Auffassung sind Leighton und Nassonow gekommen, ersterer durch seine Beobachtungen an Sterna Wilsoni, letzterer durch seine Untersuchungen am Straussenflügel. Die Auffassung von Gegenbaur und Rosenberg, die in dem radialen Handwurzelknochen ein einfaches Radiale sehen, kann ich nach den durch meine Untersuchungen bestätigten Beobachtungen

von Parker, Leighton, Nassonow und Sieglbauer nicht teilen. Zehnter erblickt in ihm eine Verschmelzung von Radiale und Centrale und leitet so zu der extremsten Deutung über, zu der E. Norsa durch ihre Untersuchungen bei Gallus dom., Numida meleagris, Meleagris gallopavo, Phasianus torquatus, Anas boschas dom., Anser cinereus, Columba livia dom. geführt worden ist. „Le mode de développement de la pièce radiale qui occupe d'emblée tout l'espace qui lui est destiné, nous fait préférer la première hypothèse et admettre que cet os, qui occupe la place normale de l'intermédiaire et du central et s'avance sur la face distale du radius et du cubitus, représente un ulnaire-intermedium-central-radial." Demgegenüber muss ich bemerken, dass der radiale Handwurzelknochen erst nach dem 10. Tage an die von Norsa bezeichnete Stelle rückt, also zu einer Zeit, wo das Ulnare längst rückgebildet und das Centrale schon bindegewebig geworden ist. Es ist hier hinzuzufügen, dass Norsa zwei Centralia unterscheidet, indem sie den als Radiale beschriebenen Knorpelkern als Centrale 1 bezeichnet und das eigentliche Radiale zwischen dem distalen Radiusende und diesem Centrale 1 zu finden glaubt. Ich habe an dieser Stelle kein besonderes Knorpelcentrum sehen können und muss deshalb bei meiner Auffassung beharren.

In der Deutung des ulnaren Carpalelementes als Pisiforme kann ich mich nach meinen Beobachtungen den Ausführungen von E. Norsa und Sieglbauer anschliessen. Alle übrigen Autoren, wie Gegenbaur, Rosenberg, Parker, Leighton, Zehnter, sehen als Hauptbestandteil dieses Elementes das Ulnare an, das nach der Ansicht von Parker und Leighton mit dem Centrale, nach derjenigen von Gegenbaur, Rosenberg und Zehnter mit dem Intermedium verschmolzen sein soll. Dass das Ulnare nicht den Hauptbestandteil des ulnaren Handwurzelknochens ausmacht, glaube ich nach meinen Beobachtungen im Verein mit Sieglbauer mit

Bestimmtheit behaupten zu können, da ja das Knorpelcentrum für dieses Element ulnarwärts und volar verschoben von der Anlage des eigentlichen Ulnare, also an der für die Lage des Pisiforme typischen Stelle auftritt. Die Frage, ob nun das Pisiforme allein an seiner Bildung beteiligt ist oder ob etwa ein Rest des Ulnare mit dem weit stärker ausgebildeten Pisiforme verschmilzt, ist schon schwieriger zu beantworten. Wie ich schon bei der Besprechung des neuntägigen Flügels ausführte, neige ich der Ansicht zu, dass das Pisiforme isoliert bleibt, da es ja in jenem Stadium gerade nach der Seite zugespitzt ist, an der vorher das Ulnare gelegen hat. Auch Sieglbauer scheint dieser Auffassung zu sein, da er bei der Beschreibung des letzten, 15tägigen Stadiums das Ulnare mit folgenden Worten erwähnt: „Das Ulnare ist an der dorsalen Seite des Pisiforme in dessen Perichondrium als eine ganz unbedeutende helle Stelle vielleicht noch zu erkennen." Bei der Zusammenfassung sagt er dann noch klar und deutlich, „dass das Ulnare während der Entwickelung rückgebildet wird und damit die bleibenden beiden Handwurzelknochen der Vögel als Intermedioradiale und Pisiforme aufzufassen sind". E. Norsa, die als erste den ulnaren Handwurzelknochen der Vögel als Pisiforme gedeutet hat, begründet ihre Ansicht in folgender Weise: „L'ébauche embryonnaire de la pièce ulnaire du carpe se trouve, dès sa formation, non pas sur la face distale du cubitus, mais vers la face palmaire de la main et ulnaire du cubitus. Cette position est caractéristique pour le pisiforme dans toutes les classes des Vertébrés. Le pisiforme doit être regardé comme un élément typique du carpe de tous les vertébrés terrestres, qui ne manque même pas chez les Amphibiens, comme Emery l'a démontré pour les Anoures."

Über die distale Reihe der Carpalelemente, den Basalia 2, 3 und 4+5, die miteinander und den Metacarpalia verschmelzen, sind die Ansichten weniger geteilt. Sofern sie über-

haupt gesehen worden sind, sind sie auch in gleicher Weise gedeutet worden. Rosenberg hat 2, Parker, Norsa, Sieglbauer haben mit mir 3 separate Carpalia distalia gefunden. Wenn H. Braus in bezug auf den Carpus der Vögel angibt: „es sind noch keine knorpeligen Carpalia distalia gefunden worden", so wird diese Lücke durch meine Beobachtungen und diejenigen Sieglbauers ausgefüllt. Während des Vorknorpelstadiums habe ich drei, während des Knorpelstadiums mit Bestimmtheit zwei getrennte hyaline Knorpelstücke in der distalen Reihe feststellen können. Norsa macht in dem mir zur Verfügung stehenden Résumé ihrer Arbeit keine näheren Angaben über die gewebliche Fortbildung der distalen Carpalia und auch Parker geht auf die histologische Struktur der ersten Stadien nicht genauer ein, obwohl er Zahl, Lage und Grösse eingehend beschreibt. Was noch den Fortsatz am distalen Ende des Basale 4+5 betrifft, so finde ich bei Parker an seiner Stelle vom 10. Tage an ein isoliertes Knorpelcentrum gezeichnet, das er als erstes distales Carpale, also als Basale 1 deutet. Diese Auffassung ist irrig, da an meinen Aufhellungspräparaten ohne weiteres ersichtlich ist, wie dieser Fortsatz aus dem Basale 4+5 allmählich herauswächst. Sieglbauer sieht diesen Fortsatz als eine mechanische Verfestigung zwischen den Basalia und den Metacarpalia an, da in der Phylogenese Stadien durchlaufen seien (Archaeopteryx), in denen die Metacarpalia noch frei waren. Dieser Auffassung möchte ich mich anschliessen.

Die sich wieder rückbildenden Elemente des Carpus, Centrale und Ulnare, haben wir bereits bei der Besprechung des Intermedio-Radiale und des Pisiforme gestreift. Ich habe das Ulnare an derselben Stelle wie Sieglbaur gefunden, aber kleiner und nicht durch so viele Stadien der Entwickelung hindurch. Während Sieglbauer noch bis zum 15. Tage bei der Ente Reste des Ulnare gesehen hat, ist nach meinen

Untersuchungen am Huhn am Ende des 9. Tages nichts mehr von ihm zu erkennen. Was Norsa als Ulnare bezeichnet, ist mir nicht klar geworden, da ich ihr Centrale 2 mit meinem Centrale für identisch erklären muss und ausser dieser Anlage keine Zentrierung im Carpus mehr entdecken kann, die für das Ulnare Norsas in Frage käme. Dass sich das Ligamentum carpi internum aus einem schmalen Gewebsstreifen zwischen Centrale und Ulnaende entwickelt, wie Sieglbauer es beobachtet hat, vermag ich an meinen Objekten nicht zu bestätigen. Ich glaube deutlich verfolgen zu können, wie das Centrale sich zum Ligament umbildet. Sieglbauer macht über das letzte Schicksal des Centrale keine näheren Angaben. Bei der Beschreibung des 10tägigen Stadiums finde ich seinen Namen zum letzten Male kurz erwähnt, ohne dass ein Hinweis auf sein weiteres Verhalten hinzugefügt ist. Nach den Figuren der Tafel zu rechnen, wird es rückgebildet.

Meta- und Acropodium. Die beiden letzten Abschnitte des Handskelets werde ich der Einfachheit halber zusammen besprechen, da ja die Entwickelung beider aufs engste miteinander verknüpft ist. Nach meinen Untersuchungen sind die ersten Anfänge zur Bildung des Metapodiums gegen Ende des 5. Tages in Form von drei Höckern und zwei kurzen Strahlen als distale Ausläufer der Carpusanlage zu erkennen. Die drei Höcker entsprechen der Radialseite und stellen die ersten Anlagen für die sich später bildenden drei radialwärts gelegenen Finger dar, während aus den beiden kurzen Sprossen der vierte und fünfte Finger hervorgeht. Da es an der ulnaren Seite also schon zur Bildung von Fingerstrahlen gekommen ist, sehen wir auch in diesem Stadium noch den postaxialen Rand der Extremität, insbesondere den vierten Finger in der Entwickelung vorauseilen. Doch hört dieses Überwiegen schon sehr bald auf, da wir schon bei $5^1/_2$ tägigen Embryonen den Mittelfinger, also den dritten als den grössten und histologisch

am besten differenzierten bezeichnen müssen. In diesem Entwickelungsstadium ist der erste Finger immer noch als Höcker verdichteten embryonalen Gewebes vorhanden, während sich die Anlagen des zweiten und dritten Fingers zu kräftigen Sprossen weitergebildet haben. Mit $5^1/_2$ Tagen zeigen der zweite und fünfte Finger noch die Struktur des Vorknorpels; beim vierten und besonders bei dem dritten ist dagegen schon der Anfang zur Bildung hyaliner Intercellularsubstanz gemacht. Bei sechstägigen Embryonen hat sich auch aus dem ersten Höcker ein kleiner, vorknorpeliger Strahl entwickelt, so dass wir jetzt fünf deutlich erkennbare Fingerstrahlen unterscheiden können, von denen die beiden wieder verschwindenden Randstrahlen am schwächsten ausgebildet sind. Von den drei mittleren, bleibenden Sprossen zeigt der zweite den Übergang zum Knorpelstadium; das Gewebe des dritten und vierten hat indessen schon reichlich hyaline Zwischenzellsubstanz gebildet. Die beiden letzteren sind auch insofern dem zweiten voraus, als sich an ihnen schon die Absetzung einer vorknorpeligen Phalanx andeutet. Die beiden, bei sechstägigen Embryonen vorknorpeligen Randstrahlen verfallen im weiteren Verlauf der Entwickelung der Rückbildung. Der radiale, erste Strahl ist schon bei siebentägigen Embryonen fast vollkommen reduziert; der ulnare, fünfte Strahl erreicht zwar noch das Knorpelstadium, wird aber von den bleibenden Fingersprossen gänzlich überflügelt, um schliesslich im Laufe des 11. Tages vollkommen zu verschwinden. Die konservativen Finger entwickeln sich um so intensiver, doch steht der dritte Strahl dauernd an erster Stelle sowohl seiner Grösse als auch der Ausbildung seiner Phalangen und seiner histologischen Differenzierung nach. Denn wir finden, dass an der Diaphyse des dritten Metacarpus schon zu einer Zeit eine schmale Knochenhülse entstanden ist, in welcher beim vierten die perichondrale Ossifikation erst beginnt und der zweite noch vollkommen knorpelig ist. Ausserdem

gelangen beim dritten Finger zwei Phalangen, beim vierten dagegen nur eine zur Entwickelung. Der zweite Finger bildet zwar auch zwei Phalangen aus, zeigt aber in bezug auf seine histologische Differenzierung Besonderheiten. Während bei dem dritten und vierten Finger die Ossifikation gleichmässig distalwärts von den Metacarpalia auf die Phalangen fortschreitet, wird beim zweiten Finger der Metacarpus übersprungen. Selbst bei 14tägigen Embryonen, bei denen die Diaphyse der Grundphalanx des zweiten Fingers schon grösstenteils verknöchert ist, ist bei dem zweiten Metacarpus noch nicht die geringste Spur einer Ossifikation nachzuweisen. Die Verwachsung der Metacarpalia mit den Basalia habe ich beim Basipodium bereits eingehend erörtert. Hier sei noch hinzugefügt, dass die Verschmelzung der Metacarpalia unter sich derart vor sich geht, dass sich der zweite Metacarpus vollständig an den dritten anlehnt und mit ihm verbindet, während der vierte nur an seinem proximalen und distalen Ende mit dem dritten Metacarpus verwächst.

Nach diesen Ausführungen kann ich der Auffassung Gegenbaurs, welche die im Vogelflügel ausgebildeten drei Finger dem ersten, zweiten und dritten der pentadactylen Hand gleichsetzt, nicht zustimmen, und die für überwunden geltende Auffassung Tschans ist erst recht für mich unannehmbar. Ich muss mich der Owenschen Zählweise anschliessen, da ich ja mit Norsa, Mehnert, Sieglbauer die Art der Reduktion in der Ontogenese habe verfolgen können. Nach meinen Beobachtungen ist hier dieselbe Art der Reduktion tätig gewesen und noch tätig, die bei vielen höheren Säugetieren zuerst zum Schwund des ersten, dann des fünften, darauf des zweiten und zuletzt des vierten Fingers geführt hat, so dass schliesslich bei den Einhufern der Mittelfinger übrig geblieben ist. Hierauf haben schon Sieglbauer und D. Barfurth hingewiesen. Ich gehe darauf noch etwas näher ein, da ich

bei der histologischen Differenzierung in den Metacarpalia dieselbe Reihenfolge gewahrt finde. Die Chondrifikation tritt zuerst im dritten Metacarpus auf, dann im vierten, darauf im zweiten, zuletzt im fünften und im ersten überhaupt nicht. Bei der Ossifikation, die wir allerdings nur bei den drei bleibenden Fingerstrahlen verfolgen können, haben wir dieselben Verhältnisse. Auch hier beginnt der dritte Metacarpus, dann kommt der vierte, und der zweite folgt dann erst in weitem Abstande. Gerade letzteres betone ich, da ich es als Beweis dafür ansehe, dass die Reduktion jetzt am zweiten Metacarpus am intensivsten tätig ist, wofür auch das flüchtige Auftreten des Basale 2 spricht. Ich kann also den Mehnertschen Satz: „die rudimentären oder überhaupt regressiven Fingerstrahlen zeigen eine ausgesprochene Verlangsamung ihrer histologischen Differenzierung", auch auf mein Objekt anwenden. Dass der zweite Finger noch zwei Phalangen ausbildet und dass diese sich verhältnismässig frühzeitig histologisch differenzieren, führe ich auf die starke Inanspruchnahme derselben beim Fliegen zurück, da der sogen. Daumen der Vögel in Form der Alula befiedert ist. Wenn Mehnert sagt: „die rudimentären Strahlen entfalten sich später als die konservativen und progressiven", so ist das nach meinen Beobachtungen nicht durchweg richtig, da der fünfte Strahl sich vor dem dritten anlegt. In bezug auf den ersten Strahl trifft seine Angabe zu.

Nun noch ein Wort über den am proximalen Ende des zweiten Metacarpus vom 9. Tage ab zur Ausbildung gelangenden Fortsatz. W. K. Parker fasst diesen Processus als einen „pre-pollex" auf und kommt wohl hauptsächlich deswegen zu dieser Annahme, da er diesen Fortsatz als isoliertes Knorpelstück gesehen haben will, das sich erst später mit dem zweiten Metacarpus vereinigt. Ich habe in keinem Stadium an dieser Stelle ein isoliertes Vorknorpel- oder Knorpelcentrum finden können, habe vielmehr genau verfolgt, wie dieser Fortsatz all-

mählich aus dem zweiten Metacarpus herauswächst. Damit dürfte die Annahme eines Prä-Pollex hinfällig sein. Sieglbauer sagt von ihm: „der Höcker ist eine funktionelle Anpassung an den Zug des kräftigsten Antagonisten des M. flexor carpi ulnaris", und diese Erklärung ist auch wohl die einfachste.

Betrachten wir nun zum Schluss, wie die Chondrifikation in proximo-distaler Richtung vom Zeugopodium bis zum Acropodium fortschreitet, so müssen wir feststellen, dass das Basipodium übersprungen und vom dritten und vierten Metacarpus überholt wird. Ich kann also, soweit es den Carpus betrifft, die von Mehnert betonte Tatsache bestätigen, dass „die sonst ganz regelmässig wie bei Emys distalwärts vordringende Verknorpelung bei Säugetieren und Carinaten zunächst eine grosse Abweichung erfährt, die sich gründet auf eine prononziert akzelerierte gewebliche Differenzierung von Metacarpus und Metatarsus". Sieglbauer widerspricht für Ente und Pinguin dieser Auffassung, da er vor dem Auftreten der Verknorpelung in den Metacarpen die Bildung hyaliner Grundsubstanz im Ulnare beobachtet haben will. Für meine Untersuchungen am Hühnchen trifft das nicht zu. Besonders bei einer Serie vom Flügel eines $5^3/_4$ tägigen Embryos habe ich ganz unzweideutig feststellen können, dass im vierten und vor allem im dritten Metacarpus schon hyaline Intercellularsubstanz gebildet ist, während im Basipodium überhaupt noch keine Zentrierungen stattgefunden haben.

D. Ergebnisse.

1. Während der Ontogenese werden im Carpus zwei proximale und zwei distale Knorpel- und vier Vorknorpelcentren isoliert angelegt.

2. Die beiden Handwurzelknochen der Vögel sind als Intermedio-Radiale und Pisiforme aufzufassen.

3. Während der Ontogenese gelangen noch fünf Fingerstrahlen zur Anlage, von denen die beiden Randstrahlen rückgebildet werden, indem zuerst die radiale, später der ulnare verschwindet.

4. Die im Vogelflügel enthaltenen drei rudimentären Finger entsprechen dem zweiten, dritten und vierten der pentadactylen Hand (Owen).

5. Die reduzierende Kraft ist zurzeit am zweiten Metacarpus am intensivsten tätig.

6. Die Chondrifikation dringt in proximo-distaler Richtung nicht gleichmässig vor, sondern überspringt den Carpus.

Am Schlusse meiner Arbeit spreche ich Herrn Geheimrat Professor Barfurth meinen verbindlichsten Dank aus für die gütige Überlassung des wertvollen Materials und für die freundliche Unterstützung bei der Bearbeitung des Themas.

Literaturverzeichnis.

1. Barfurth, D., Der Flügelhöcker des Hühnchens, eine rudimentäre Hyperdactylie. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 23. 1911.
2. Braus, H., Die Entwickelung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskeletes. O. Hertwigs Handbuch d. vergl. u. experim. Entwickelungslehre der Wirbeltiere. Bd. 3. 2. Teil. Jena 1906.
3. Emery, C., Zur Morphologie des Hand- und Fussskelets. Anat. Anz. V. Jahrgang. S. 283—294. 1890.
4. Fürbringer, M., Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. 2 Teile. Amsterdam 1888. Jena 1888.
5. Derselbe, Morphologische Streitfragen. Morphol. Jahrbuch. XXX. 1./2. 1902.
6. Gadow, H., Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. VI. Vierte Abteilung: Vögel. I. Anatomischer Teil. Leipzig 1891.
7. Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Erstes Heft. Carpus und Tarsus. Leipzig 1864.
8. Hochstetter, F., Über die Entwickelung der Extremitätenvenen bei den Amnioten. Morphol. Jahrb. Bd. 17. Heft 1. S. 1—44. 1891.
9. Krause, R., Über Herstellung durchsichtiger anatomischer Präparate. Verhandl. d. 23. Versamml. d. Anat. Gesellsch. Giessen 1909. S. 133.
10. Leighton, V. L., The development of the wing of Sterna Wilsoni. Americ. Naturalist. Vol. 28. 1894.
11. Lundvall, H., Über Demonstration embryonaler Knorpelskelete. Anat. Anz. Bd. 25. S. 219—222. 1904.
12. Derselbe, Weiteres über Demonstration embryonaler Skelete. Anat. Anz. Bd. 27. S. 520—523. 1905.
13. Mehnert, E., Kainogenesis als Ausdruck differenter phylogenetischer Energien. Jena 1897. Sonderabdruck aus G. Schwalbe, Morphol. Arbeiten.
14. Norsa, E., Recherches sur la morphologie des membres antérieurs des oiseaux (Résumé). Archives italiennes de Biologie. T. 22. 1894.

15. Parker, W. K., On the structure and development of the wing in the common fowl. Philosophical transactions of the royal society of London. Vol. 179. Bd. 1889.
16. Rabl, C., Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Zeitschr. für wissensch. Zoologie. Bd. 70. 1901.
17. Rosenberg, A., Über die Entwickelung des Extremitätenskelets bei einigen durch Reduktion ihrer Gliedmassen charakterisierten Wirbeltieren. Zeitschr. für wissensch. Zoologie. Bd. 23. S. 116—171. 1873.
18. Schultze, O., Über Herstellung und Konservierung durchsichtiger Embryonen zum Studium der Skeletbildung. Verhandl. d. 11. Versamml. d. Anat. Gesellsch. Gent 1897. S. 3.
19. Sieglbauer, F., Zur Entwickelung der Vogelextremität. Zeitschr. für wissensch. Zoologie. Bd. 97. 1910.
20. Tschan, Alfr., Recherches sur l'extrémité antérieure des oiseaux et des reptiles. Dissertation. Genf 1889.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1.

Figur 1. Photographie eines Schnittes aus der Serie vom Flügel eines 4 Tage 17 Stunden alten Embryos. Es wurde der Schnitt ausgewählt, in dem der Radius in seiner grössten Ausdehnung getroffen ist, um zu zeigen, wie die Ulna in der Entwickelung vorauseilt. Vergr. 27 mal.

Figur 2. Photographie eines Schnittes aus der Serie vom Flügel eines 5 tägigen Embryos. Die Handplatte ist in der grössten Ausdehnung getroffen; Radius und Ulna sind nur angeschnitten. Man sieht, dass der vierte Finger in der Entwickelung am weitesten voraus ist. Vergr. 23 mal.

Figur 3. Photographie eines Schnittes aus der Serie vom Flügel eines $5^1/_2$ tägigen Embryos. Es soll der Höcker an Stelle des ersten Fingerstrahles gezeigt werden. Der fünfte Strahl ist noch gerade angeschnitten. Vergr. 25 mal.

Figur 4. Photographie eines Schnittes aus der Serie vom Flügel eines 6 tägigen Embryos. Der erste Strahl ist in seiner grössten Ausdehnung getroffen, der fünfte nur angeschnitten. Dieser ist in den mehr volar gelegenen Schnitten viel umfangreicher. Ausserdem sind Radiale, Pisiforme und Intermedium undeutlich zu erkennen. Vergr. 20 mal.

Tafel 2.

Figur 5. Photographie eines Aufhellungspräparates vom Flügel eines 10 tägigen Embryos von der radio-volaren Seite aus bei durchfallendem Licht. Linke, vordere Extremität. Vergr. 12 mal.

Figur 6. Photographie eines Aufhellungspräparates der rechten, vorderen Extremität eines 11 tägigen Embryos von der radio-volaren Seite bei auf-

fallendem Licht. Dieses Bild zeigt die Klarheit der Aufhellungspräparate, da trotz 10 maliger Vergrösserung noch bei auffallendem Licht photographiert werden konnte.

Figur 7. Photographie eines Flügelskeletes von einem etwa 2 Jahre alten Landhuhn. Rechte, vordere Extremität von der volaren Seite gesehen. $^5/_7$ der natürlichen Grösse.

Abkürzungen.

R. = Radius.
U. = Ulna.
Ra. = Radiale.
Ul. = Ulnare.
B. = Basale.
C. = Centrale.
I. = Intermedium.
Pi. = Pisiforme.
M. = Metacarpus.
Ph. = Phanlanx.
H. = Humerus.
C.—M. = Carpo-Metacarp.
× Processus des 2. Metacarpus.

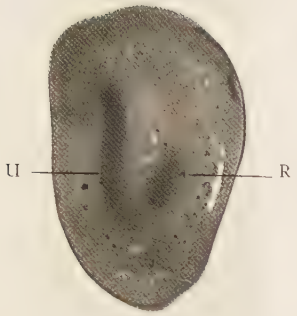


Fig. 1.

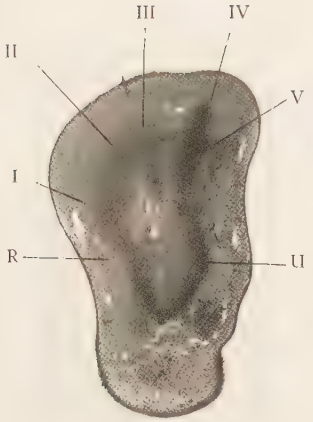


Fig. 2.

Fig. 3.

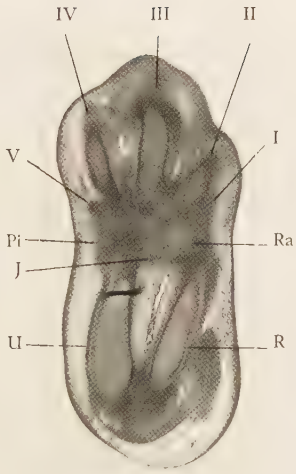


Fig. 4.

Prein.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Königl. Univ.-Druckerei H. Stürtz A. G., Würzburg.

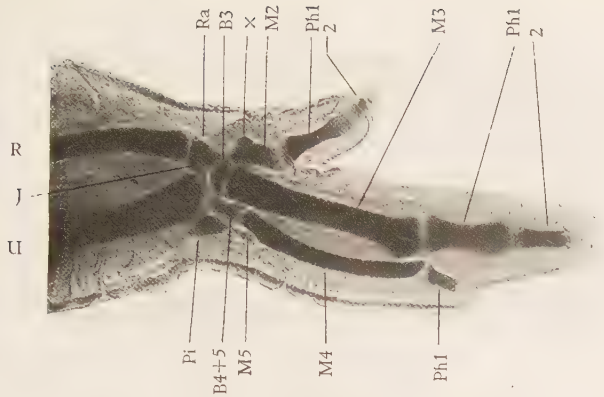


Fig. 5.

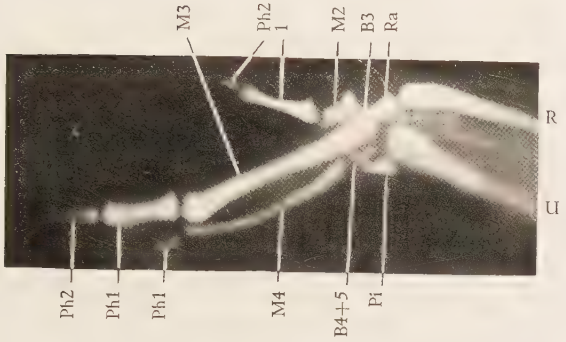


Fig. 6.

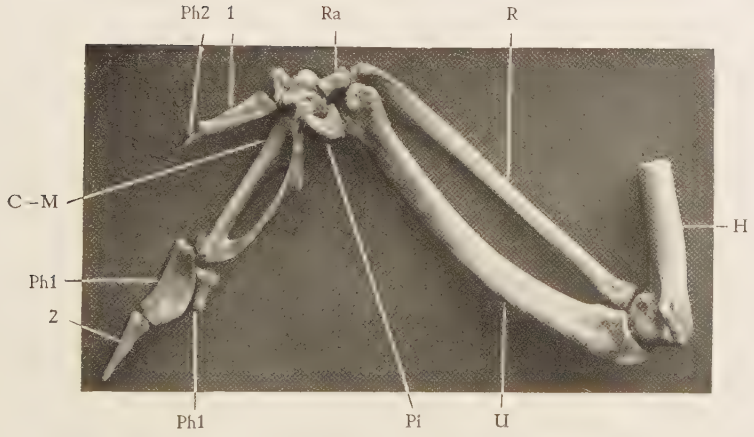


Fig. 7.

Prein.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Königl. Univ.-Druckerei H. Stürtz A. G., Würzburg.

Lebenslauf.

Verfasser dieser Arbeit, Friedrich Wilhelm Prein, wurde am 30. April 1887 als Sohn des Landwirts Dietrich Schmidtmann gen. Prein zu Annen i. W. geboren. Er erwarb Ostern 1906 das Reifezeugnis an der Oberrealschule zu Hagen i. W. und legte die für das medizinische Studium erforderliche Ergänzungsprüfung im Lateinischen am Gymnasium zu Bochum ab. Nachdem er 7 Semester in Bonn studiert hatte, ging er Anfang des W.-S. 1909/10 zur Universität Rostock über und bestand hier im Juli 1910 die ärztliche Vorprüfung, im Juni 1913 die ärztliche Prüfung.